

ارزیابی ژنتیکی صفات مختلف گندم نان (*Triticum aestivum*) در شرایط تنش دوره‌ای خشکی

## Genetic Evaluation of Different Characteristics of Bread Wheat (*Triticum aestivum*) in Cyclic Drought Stress Condition

عبدالرحیم صفریان<sup>۱</sup> و روح‌اله عبدالشاهی<sup>۲</sup>

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی سابق کارشناسی ارشد و استادیار، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه باهنر، کرمان

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۹/۲۷ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۳/۸

### چکیده

صفریان، ع. و عبدالشاهی، ر. ۱۳۹۳. ارزیابی ژنتیکی صفات مختلف گندم نان (*Triticum aestivum*) در شرایط تنش دوره‌ای خشکی. مجله به‌نژادی نهال و بذر ۳۰-۱: ۷۰۱-۶۸۳.

سیستم ریشه‌ای عمیق و گسترده نقش ارزنده‌ای در تحمل به خشکی و افزایش عملکرد گندم در شرایط کمبود آب ایفا می‌کند. ولی اطلاعات کمی در مورد ژنتیک ساختار ریشه وجود دارد. در این پژوهش ژنتیک سیستم ریشه گندم با استفاده از یک تلاقی دی‌آلل یک طرفه با هشت والد مطالعه شد. والدین و نتاج F<sub>1</sub> در شرایط تنش خشکی دوره‌ای در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار کاشته و صفات طول ریشه، وزن ریشه، تعداد ریشه، وزن اندام هوایی، نسبت ریشه به اندام هوایی، ارتفاع بوته و طول پدانکل اندازه‌گیری شد. نتایج این پژوهش نشان داد اثر افزایشی و غالبیت به طور معنی‌داری در کنترل این صفات نقش دارند. در صفت تعداد ریشه کفایت مدل افزایشی - غالبیت تایید نشد. در کنترل ژنتیکی صفات طول ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی اثر غیرافزایشی نقش بیشتری داشت، بنابراین برای به‌نژادی این صفات روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک بذر و دابل‌هاپلوئیدی توصیه می‌شود. در کنترل ژنتیکی وزن ریشه و ارتفاع بوته اثر افزایشی نقش برجسته‌ای داشت و علاوه بر روش‌های ذکر شده می‌توان از روش شجره‌ای و یا تلاقی برگشتی نیز استفاده کرد. رقم روشن با دارا بودن سیستم ریشه‌ای مناسب و ترکیب پذیری عمومی بالا برای صفات مربوط به ریشه، به عنوان یکی از والد‌های تلاقی در پروژه‌های به‌نژادی توصیه می‌شود.

واژه‌های کلیدی: گندم، عمل ژن، وراثت پذیری، ترکیب پذیری عمومی و خصوصی، مدل افزایشی، غالبیت.

## مقدمه

بر اساس عملکرد در شرایط نرمال ممکن است همیشه پیامد مطلوب نداشته باشد (Abdolshahi *et al.*, 2013)، با این وجود این استراتژی برای شرایط تنش ملایم مطلوب و برای شرایط تنش شدید نامطلوب است. استراتژی دوم به‌نژادی برای بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی است. این استراتژی به دلیل اثر متقابل شدید ژنوتیپ  $\times$  محیط و متغیر بودن عملکرد از سالی به سال دیگر با پیشرفت کندی همراه است (Dhanda *et al.*, 2004). استراتژی سوم به‌نژادی برای افزایش تحمل به خشکی از طریق صفات ثانویه است. صفات ثانویه متعددی برای این امر پیشنهاد شده است (Richards and Lukacs, 2002؛ Olivares-Villegas *et al.*, 2007؛ Zhang *et al.*, 2010). به‌نژادی برای بهبود سیستم ریشه یکی از راهکاری موثر برای افزایش تحمل به خشکی است. ریشه‌های عمیق به دلیل استفاده از آب موجود در اعماق خاک دارای اهمیت هستند. این اهمیت وقتی پررنگ‌تر است که این ریشه‌ها در زمان پر شدن دانه به اعماق خاک می‌رسند و از این آب که در حالت عادی قابل استفاده نبوده در مرحله‌ای بسیار استراتژیک استفاده می‌شود (Wasson *et al.*, 2012). عموماً، به‌نژاد گران گیاهی تمرکز را بر روی عملکرد می‌گذارند و فرض می‌کنند گزینش برای عملکرد به طور غیرمستقیم باعث انتخاب سیستم ریشه‌ای مطلوب می‌شود. اگرچه مطالعه ریشه نسبت به اندام‌های هوایی مشکل‌تر

تنش خشکی مهم‌ترین تهدید جهانی برای تامین غذا به حساب می‌آید و میزان تولید را محدود می‌کند (Tardieu, 2012). گندم نان (*Triticum aestivum*) غله‌ای بسیار مهم در کشور ایران به حساب می‌آید و بخش عمده‌ای از غذای روزانه مردم را تامین می‌کند. این گیاه به صورت دیم و آبی در کشور کشت می‌شود. با توجه به میزان کم بارندگی در کشور، و به طور ویژه در کرمان، این گیاه تنش خشکی را تجربه می‌کند. صفاتی که منجر به افزایش تحمل به خشکی در گیاهان می‌شوند دارای اهمیت زیادی هستند زیرا تحمل به خشکی تاثیر مستقیم بر امنیت غذایی میلیون‌ها انسان دارد (Tardieu, 2012). عملکرد در شرایط تنش خشکی تابع پتانسیل عملکرد و تحمل به خشکی است (Ouk *et al.*, 2006). گزینش مستقیم برای عملکرد ممکن است منجر به افزایش تحمل به خشکی و افزایش عملکرد قابل قبول در شرایط تنش خشکی نشود زیرا پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی به میزان تحمل وابسته است (Abdolshahi *et al.*, 2013). سه استراتژی برای بهبود عملکرد در شرایط تنش خشکی پیشنهاد شده است. روش اول به‌نژادی برای افزایش عملکرد در شرایط بدون تنش را پیشنهاد می‌کند با این امید که عملکرد در شرایط تنش نیز افزایش یابد. علی‌رغم همبستگی مثبت بین عملکرد دانه در شرایط تنش و معمولی (Mohammadi *et al.*, 2011) گزینش

ژن غالبیت نسبی و برای نسبت ریشه به اندام هوایی غالبیت کامل است.

هدف این پژوهش مطالعه نوع عمل ژن‌ها، وراثت‌پذیری، سهم اثر افزایشی و غیرافزایشی ژن‌های کنترل‌کننده صفات مربوط به سیستم ریشه و نحوه توزیع آن‌ها در هشت والد مورد بررسی و هدف دیگر این مطالعه شناسایی والدین دارای حداکثر آلل‌های مطلوب برای برنامه‌های به‌نژادی بود.

### مواد و روش‌ها

به منظور مطالعه ژنتیک سیستم ریشه، مجموعه‌ای از رقم‌های ایرانی و بین‌المللی که از نظر تحمل به خشکی متنوع بودند انتخاب شدند. در این پژوهش از هشت رقم گندم به نام‌های روشن، کویر، چمران، و سرداری به عنوان متحمل به خشکی و قدس، اینیا، مرودشت و نیک نژاد به عنوان حساس به خشکی در یک تلاقی دی‌آلل یک طرفه استفاده شدند. رقم‌های روشن و سرداری از طریق گزینش لاین خالص از توده‌های بومی کشور و رقم‌های قدس، کویر و مرودشت از طریق دورگ‌گیری در داخل کشور حاصل شده‌اند. رقم چمران از لاین‌های خالص مرکز بین‌المللی سیمیت و رقم‌های نیک‌نژاد و مهدوی از لاین‌های خالص مرکز بین‌المللی ایکاردا انتخاب و معرفی شده‌اند. این رقم‌ها در مزرعه پژوهشی دانشگاه باهنر در پاییز ۱۳۸۸ در سه تاریخ مختلف کشت و در بهار ۱۳۸۹ تلاقی‌های دی‌آلل یک طرفه داده شدند.

است، ولی گزینش مستقیم برای خصوصیات ریشه در شرایط تنش خشکی می‌تواند نتایج بهتری داشته باشد (Lilley and Kirkegaard, 2011). روش‌های ژنتیکی متعددی برای برآورد پارامترهای ژنتیکی وجود دارد. روش دی‌آلل که توسط هیمن (Hyman, 1960)، جینکز (Jinks, 1954) و گریفینگ (Griffing, 1950) معرفی شد یکی از بهترین روش‌ها است. به دلیل این که این روش برای شناسایی والدین در برنامه به‌نژادی گیاهان سریع و کارآمد است، در گندم نان نیز برای شناسایی والدین از آن استفاده شده است (Dere and Yildirim, 2006)؛ Ramshini et al., 2012). رامشینی و همکاران (Ramshini et al., 2012) با مطالعه صفات فنولوژیک، مورفولوژیک و عملکرد دانه گندم در یک طرح دی‌آلل  $7 \times 7$  نشان دادند که اثر افزایشی در کنترل همه صفات نقش دارد. این محققین ژنوتیپ‌های Ws-82-9، سرداری و کویر را به عنوان والدین مناسب برای به‌نژادی این صفات پیشنهاد دادند. مصطفوی و ضابط (Mostafavi and Zabet, 2013) اعلام کردند ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی برای صفات عملکرد، وزن صد دانه، تعداد پنجه بارور، طول ریشک، طول پدانکل و ارتفاع بوته معنی‌دار است. احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2004) با مطالعه وزن ریشه و نسبت ریشه به اندام هوایی دریافتند اثر افزایشی ژن‌ها در کنترل وزن ریشه دارای اهمیت بالاتری است، و در تظاهر وزن خشک ریشه نوع عمل

عملکرد، ارتفاع بوته و طول پدانکل اندازه‌گیری شد. برای مطالعه ریشه، ریشه گیاه همراه با خاک به آرامی از گلدان خارج و بر روی توری فلزی قرار گرفت. با استفاده از فشار آب، خاک از ریشه جدا شد. قطعات کوچک بقایای گیاهی با استفاده از پنس از ریشه جدا شدند. در صفت طول ریشه، طول بلندترین ریشه در نظر گرفته شد. برای این که شستشو و جذب آب ریشه‌ها تاثیری بر وزن آن‌ها نداشته باشد، ریشه‌ها به مدت ۴۸ ساعت درون آون ۷۰ درجه سانتی‌گراد قرار گرفتند و پس از آن وزن ریشه اندازه‌گیری شد. تجزیه دی‌آل با استفاده از روش دوم گریفینگ و مدل I (Griffing, 1956) و روش جینکز و هیمن (Jinks and Hayman, 1953) انجام شد. اجزای واریانس شامل  $D, H_1, H_2, F$  و  $E$  محاسبه شد. پارامتر  $D$  اثر افزایشی را برآورد می‌کند و  $H_1$  و  $H_2$  وابسته به غلبه هستند.  $E$  واریانس محیطی و  $F = \sum uvdh(u-v)$  است. در این فرمول  $u$  و  $v$  فراوانی آلل‌های غالب و مغلوب و  $d$  و  $h$  اجزای افزایشی و غالبیت هستند. متوسط درجه غالبیت با استفاده از فرمول  $\sqrt{\frac{H_1}{D}}$  و میانگین حاصلضرب آلل‌های غالب و مغلوب ( $uv$ ) با استفاده از فرمول  $\sqrt{\frac{H_2}{4H_1}}$  محاسبه شد. با استفاده از فرمول‌های زیر وراثت‌پذیری عمومی ( $h_{bs}^2$ ) و خصوصاً ( $h_{bs}^2$ ) محاسبه شد (Mather and Jinks, 1982):

$$h_{bs}^2 = \frac{0.5D + 0.5H_1 - 0.25H_2 - 0.5F}{0.5D + 0.5H_1 - 0.25H_2 - 0.5F + E}$$

در پاییز ۱۳۸۹ والد‌های تلاقی همراه با ۲۸ نتاج F1 آن‌ها در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در آزمایش گلدانی مورد بررسی قرار گرفتند. از آن‌جا که مطالعه ریشه در شرایط مزرعه مشکل و با دقت پایین همراه است آزمایش گلدانی طراحی شد و گلدان‌ها در فضای آزاد قرار گرفتند. گلدان‌ها به این دلیل در فضای آزاد قرار گرفتند که حداکثر شباهت ممکن با مزرعه حاصل شود. برای مطالعه بهتر سیستم ریشه، به خصوص طول ریشه، از گلدان PVC با ارتفاع ۱۰۰ و قطر دهانه ۲۰ سانتی‌متر استفاده شد. درون هر گلدان ۶/۵ کیلوگرم خاک شامل خاک مزرعه، ماسه و کود دامی پوسیده به نسبت ۱:۲:۱ ریخته شد. در هر گلدان یک بذر جوانه‌دار شده کاشته شد. بعد از کاشت به هر گلدان ۵۰۰ میلی‌لیتر آب اضافه شد تا به حد ظرفیت زراعی برسد. پس از آبیاری گلدان‌ها وزن شدند. برای کاهش تبخیر از سطح خاک، گلدان‌ها با پلاستیک پوشانیده شدند. ۳۶ ژنوتیپ مورد مطالعه در این آزمایش تحت تأثیر تنش خشکی دوره‌ای قرار گرفتند. قبل از هر آبیاری گلدان‌ها وزن و از طریق تفاضل با وزن اولیه میزان آب مصرفی در هر گلدان اندازه‌گیری شد. گلدان‌ها به طور منظم وزن می‌شدند و وقتی که به طور میانگین ۸۰ درصد آب گلدان‌ها مصرف شده بود آبیاری دوباره انجام می‌شد. در این پژوهش صفات طول ریشه، وزن ریشه، تعداد ریشه، وزن اندام‌هوایی، نسبت ریشه به اندام‌هوایی،

$$h_{ms}^2 = \frac{0.5D + 0.5H_1 - 0.5H_2 - 0.5F}{0.5D + 0.5H_1 - 0.25H_2 - 0.5F + E}$$

ژن‌ها نسبت داد زیرا ممکن است در برخی از مکان‌های ژنی آلل غالب باعث افزایش و در مکان‌های ژنی دیگر باعث کاهش صفت شود.

ترکیب‌پذیری عمومی (General Combining Ability: GCA) و ترکیب‌پذیری خصوصی (Specific Combining Ability: SCA) برای تمام صفات مورد بررسی معنی‌دار بود (جدول ۲). این نتایج با یافته‌های نظیر و همکاران (Nazeer *et al.*, 2013) مطابقت دارد. ترکیب‌پذیری عمومی نشان دهنده نقش ژن‌های افزایشی و یا ارزش اصلاحی و ترکیب‌پذیری خصوصی نشان دهنده نقش ژن‌های غیرافزایشی (غالبیت و اپیستازی) است (Falconer and Mackay, 1996). از این رو در صفات مورد بررسی هم ژن‌های افزایشی و هم غیرافزایشی نقش دارند. معنی‌دار بودن اجزای افزایشی (a) و غالبیت (b) برای تمام صفات در روش هیمن (جدول ۳) نیز این نتایج را تایید کرد. بررسی نسبت بیکر (Baker, 1978) سهم اثر افزایشی و غیرافزایشی را مشخص می‌کند. چنانچه این نسبت مساوی ۱ باشد فقط اثر افزایشی در کنترل صفت موثر است. اگر این نسبت مساوی ۰/۵ باشد سهم اثر افزایشی و غیرافزایشی مساوی است. بزرگ‌تر بودن این نسبت از ۰/۵ نشان دهنده سهم بیشتر ژن‌های افزایشی و کوچک‌تر بودن این نسبت از ۰/۵ نشان دهنده نقش بیشتر ژن‌های غیرافزایشی است. نسبت بیکر در جدول ۲ آورده شده است.

در این فرمول‌ها  $D$ ،  $H_1$ ،  $H_2$  و  $F$  اجزای ژنتیکی تنوع و  $E$  جزء محیطی تنوع است. آزمون نرمال بودن خطاها با استفاده از نرم‌افزار MINITAB (Minitab 16 statistical software 2010) انجام شد (Anonymous, 2010). در این آزمون میزان خطای داده‌ها برآورد و نرمال بودن آن‌ها به وسیله آزمون کای مربع آزمون شد. برای تمام صفات، خطاها دارای توزیع نرمال بود. تجزیه واریانس داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار SAS (Anonymous, 2010) و تجزیه دی‌آلل و رسم نمودار  $W_r$  روی  $V_r$  با استفاده از نرم‌افزار دی‌آلل ۹۸ (Yasuo, 1998) انجام شد.

## نتایج و بحث

تنوع ژنتیکی زیادی بین ژنوتیپ‌ها برای صفات مورد ارزیابی وجود داشت. والدین تلاقی‌ها از نظر تمام صفات تفاوت معنی‌داری داشتند. تنوع ژنتیکی والدین در نتاج  $F_1$  نیز بازتاب یافته بود. مقایسه گروهی والدها در مقابل نتاج  $F_1$  نشان داد که میانگین نتاج برای صفات وزن ریشه، تعداد ریشه، وزن اندام هوایی و ارتفاع بوته به طور معنی‌داری متفاوت از میانگین والدین بود که نشان دهنده هتروزیس در این صفات است (جدول ۱). معنی‌دار نبودن مقایسه گروهی والدها در مقابل نتاج  $F_1$  در صفات طول ریشه، طول پدانکل و نسبت ریشه به اندام هوایی را نمی‌توان به وجود اثر افزایشی

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات طول ریشه، وزن ریشه، تعداد ریشه، وزن اندام هوایی، نسبت ریشه به اندام هوایی، ارتفاع بوته و طول پدانکل  
 Table 1. Analysis of variance for root length, root weight, root number, shoot weight, root to shoot ratio, yield, plant height and peduncle height

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی df.	میانگین مربعات MS						
			طول ریشه Root length	وزن ریشه Root weight	تعداد ریشه Root number	وزن اندام هوایی Shoot weight	نسبت ریشه به اندام هوایی Root to shoot	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle height
Replication	بلوک	3	12.26 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>**</sup>	20.33 <sup>**</sup>	4.36 <sup>**</sup>	0.006 <sup>**</sup>	56.99 <sup>**</sup>	20.64 <sup>**</sup>
Genotypes	ژنوتیپ	35	29.21 <sup>**</sup>	0.07 <sup>**</sup>	9.99 <sup>**</sup>	1.86 <sup>**</sup>	0.002 <sup>**</sup>	62.22 <sup>**</sup>	18.36 <sup>**</sup>
Parents	والدها	7	62.10 <sup>**</sup>	0.12 <sup>**</sup>	12.32 <sup>**</sup>	0.83 <sup>*</sup>	0.005 <sup>**</sup>	99.40 <sup>**</sup>	25.54 <sup>**</sup>
F1 progenies	نتاج F1	27	21.29 <sup>*</sup>	0.06 <sup>**</sup>	9.72 <sup>**</sup>	1.74 <sup>**</sup>	0.002 <sup>**</sup>	54.12 <sup>**</sup>	17.09 <sup>**</sup>
Parents VS. F1	والدها در مقابل F1	1	32.64 <sup>ns</sup>	0.05 <sup>*</sup>	10.69 <sup>*</sup>	16.15 <sup>**</sup>	0.000 <sup>ns</sup>	74.78 <sup>**</sup>	19.48 <sup>ns</sup>
Error	خطا	105	12.03	0.01	2.71	0.41	0.0003	9.16	5.61
C.V (%)	درصد ضریب تغییرات		7.06	22.36	11.84	13.76	18.72	6.53	14.85

ns, \* and \*\*: Not significant, significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.  
 ns, \* and \*\*: به ترتیب غیر معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

جدول ۲- تجزیه واریانس گریفینگ برای صفات طول ریشه، وزن ریشه، تعداد ریشه، وزن اندام هوایی، نسبت ریشه به اندام هوایی، ارتفاع بوته و طول پدانکل  
 Table 2. Griffing's analysis of variance for root length, root weight, root number, shoot weight, root to shoot ratio, yield, plant height and peduncle height

S.O.V.	منابع تغییرات	درجه آزادی df.	میانگین مربعات MS						
			طول ریشه Root length	وزن ریشه Root weight	تعداد ریشه Root number	وزن اندام هوایی Shoot weight	نسبت ریشه به اندام هوایی Root to shoot	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle height
GCA	ترکیب پذیری عمومی	7	21.7*	0.120**	23.65**	2.90**	0.004**	873.11**	37.01**
SCA	ترکیب پذیری خصوصی	20	22.8*	0.040**	4.86**	1.29**	0.003**	199.61**	15.90**
Error	خطا	81	12.3	0.011	2.67	0.37	0.001	27.29	6.44
	نسبت بیکر $2\sigma_{GCA}^2 / (2\sigma_{SCA}^2 + \sigma_{Error}^2)$		0.23	0.50	0.62	0.43	0.32	0.70	0.40

\* و \*\*: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

\* and \*\*: Significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.

جدول ۳- تجزیه واریانس ژنتیکی به اجزای افزایشی (a) و غالبیت (b) در روش هیمن  
 Table 3. Genetic analysis of variance into additive (a) and dominant component in the Hayman model

S.O.V.	منابع تغییرات	df.	میانگین مربعات MS						
			طول ریشه	وزن ریشه	تعداد ریشه	وزن اندام هوایی	نسبت ریشه به اندام هوایی	ارتفاع بوته	طول پدانکل
			Root length	Root weight	Root number	Shoot weight	Root to shoot	Plant height	Peduncle height
a	افزایشی	7	62.0**	0.123**	12.32**	2.54**	0.005**	99.55**	25.54**
b	غالبیت	28	21.0*	0.059**	9.42**	1.65**	0.002**	52.85**	16.56**
b1	b1	1	12.9 <sup>ns</sup>	0.014 <sup>ns</sup>	0.89 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	0.000 <sup>ns</sup>	6.27 <sup>ns</sup>	2.22 <sup>ns</sup>
b2	b2	7	40.1**	0.032**	6.77*	1.25**	0.002**	33.12**	8.64 <sup>ns</sup>
b3	b3	20	14.7 <sup>ns</sup>	0.071**	10.77**	1.87**	0.001**	62.08**	20.06**
Error	خطا	105		0.011	2.71	0.40	0.000	9.19	5.61

ns, \* و \*\*: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.

ns, \* and \*\*: Not significant, significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.



غالبیت ( $\sqrt{H1/E}$ ) بزرگ‌تر از ۱ محاسبه شد ولی فقط نسبت ریشه به اندام هوایی با ۱ تفاوت معنی‌داری داشت (جدول ۵). از این رو نوع عمل ژن‌ها برای این صفت فوق‌غالبیت و برای سایر صفات از نوع غالبیت است. با توجه به این نتایج، هتروزیس مشاهده شده در نسل F<sub>1</sub> این صفات قابل انتقال به نسل‌های بعد نخواهد بود. این نتایج منطبق بر یافته‌های احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2004) است که نوع عمل ژن‌ها برای نسبت ریشه به اندام هوایی را از نوع فوق‌غالبیت اعلام کردند.

حاصل ضرب آلل‌ها غالب و مغلوب (uv) برای تمام صفات به جز طول پدانکل به طور معنی‌داری با ۰/۲۵ اختلاف داشت (جدول ۵). مثبت بودن علامت F برای تمام صفات نشان دهنده فراوانی بیشتر آلل‌های غالب بود. بیشتر بودن فراوانی آلل‌های غالب را می‌توان به گزینش‌های طبیعی در طی تکامل و تعادل بین جهش و گزینش (Falconer and Mackay, 1996) و همچنین به گزینش مصنوعی در برنامه‌های به‌نژادی مرتبط دانست.

سیستم ریشه‌ای عمیق، تراکم ریشه در عمق خاک را افزایش می‌دهد و با داشتن آوندهای با قطر بیشتر باعث جذب آب بیشتری از خاک می‌شوند (Tardieu, 2012). از این رو، مطالعه طول ریشه بسیار ارزشمند است. در این پژوهش، بین والدین تلاقی‌ها، سرداری بیشترین طول ریشه (۵۶/۱۶) و چمران کمترین طول

نسبت بالای بیکر برای صفات تعداد ریشه (۰/۶۲) و ارتفاع بوته (۰/۷۰) نشان دهنده ارزش اصلاحی بالای این صفات است. وراثت‌پذیری خصوصی بالای این دو صفت (۰/۵۱) برای تعداد ریشه و ۰/۵۷ برای ارتفاع بوته) نیز تایید کننده سهم قابل توجه اثر افزایشی در کنترل این صفات است. با توجه به این نتایج گزینش در خلال نسل‌های تفکیک به خوبی باعث بهبود این صفات می‌شود. همچنین نسبت پایین بیکر برای طول ریشه (۰/۲۳) نشان دهنده نقش پررنگ ژن‌های غیرافزایشی در کنترل این صفت است.

برای بررسی فرضیات دی‌آلل در روش هیمن، برابری شیب خط رگرسیون W<sub>r</sub> بر روی V<sub>r</sub> با صفر و یک آزمون شد (جدول ۴). در این آزمون‌ها عدم وجود اختلاف معنی‌دار شیب خط رگرسیون W<sub>r</sub> بر روی V<sub>r</sub> با یک نشان دهنده عدم وجود اپیستازی و توزیع مستقل ژن‌ها در والدین و همچنین معنی‌دار بودن این شیب خط با صفر نشان دهنده نقش غالبیت در کنترل صفت مورد بررسی است (Mather and Jinks, 1982). با توجه به نتایج حاصل شده این فرضیات در مورد تعداد ریشه صادق نبود. نتایج جدول ۳ کفایت مدل افزایشی - غالبیت را برای صفات طول ریشه، وزن ریشه، وزن اندام هوایی، نسبت ریشه به اندام هوایی، ارتفاع بوته و طول پدانکل تایید کرد.

اگرچه برای تمام صفات مورد بررسی درجه

جدول ۴- نتایج آزمون اعتبار مدل هیمن  
Table 4. Results of validity test for Hayman model

Test	آزمون	طول ریشه Root length	وزن ریشه Root weight	تعداد ریشه Root number	وزن اندام هوایی Shoot weight	نسبت ریشه به اندام هوایی Root to shoot	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle height
Regression coefficient	ضریب رگرسیون	1.01	0.62	-0.15	0.66	0.77	0.83	0.62
T test for b=0	آزمون t برای b=0	3.56**	3.34*	-0.37 <sup>ns</sup>	3.09*	2.85*	4.86**	3.34*
T test for b=1	آزمون t برای b=1	-0.03 <sup>ns</sup>	2.05 <sup>ns</sup>	2.74*	1.60 <sup>ns</sup>	0.85 <sup>ns</sup>	1.00 <sup>ns</sup>	2.05 <sup>ns</sup>

ns، \* و \*\*: به ترتیب غیر معنی دار و معنی دار در سطح احتمال ۵ درصد و ۱ درصد.  
ns, \* and \*\*: Not significant, significant at 5% and 1% levels of probability, respectively.

جدول ۵- پارامترهای برآورد شده از تلاقی‌های دی‌آلل گندم  
Table 5. Estimated parameters from a diallel crosses in wheat

پارامتر Parameter	طول ریشه Root length	وزن ریشه Root weight	تعداد ریشه Root number	وزن اندام هوایی Shoot weight	نسبت ریشه به اندام هوایی Root to shoot	ارتفاع بوته Plant height	طول پدانکل Peduncle height
D	12.53±5.24	0.028±0.007	2.41±1.14	0.54±0.20	0.001±0.000	20.64±8.03	4.96±2.47
H1	23.32±7.52	0.034±0.007	4.31±1.47	1.15±0.25	0.002±0.000	23.76±9.07	8.80±2.97
H2	16.25±4.76	0.028±0.005	3.24±0.98	0.93±0.18	0.001±0.000	16.32±5.79	7.89±2.22
F	17.23±8.43	0.014±0.009	0.47±1.48	0.36±0.26	0.001±0.000	5.70±10.37	1.76±3.20
E	2.98±0.30	0.003±0.000	0.66±0.06	0.09±0.01	0.000±0.000	4.25±0.44	1.42±0.14
$\sqrt{H1, D}$	1.36±0.27	1.100±0.142	1.34±0.35	1.46±0.24	1.320±0.124	1.07±0.24	1.33±0.39
uv	0.17±0.02	0.210±0.015	0.19±0.02	0.20±0.01	0.182±0.011	0.17±0.02	0.22±0.02
$h_{bs}^2$	0.64±0.05	0.864±0.017	0.78±0.03	0.82±0.02	0.851±0.018	0.78±0.03	0.74±0.03
$h_{ns}^2$	0.14±0.05	0.498±0.045	0.51±0.06	0.38±0.05	0.272±0.045	0.57±0.05	0.38±0.06

نسل F<sub>1</sub> تلاقی این دو والد هتروزیس مشاهده شد ژنتیک این دو والد مشابه نیست و این تلاقی توصیه می‌شود.

وزن ریشه تابع طول و قطر ریشه است و افزایش هر دو عامل منجر به افزایش جذب آب و افزایش عملکرد در شرایط تنش خشکی می‌شود (Watt et al., 2008). در این آزمایش رقم روشن بیشترین (۰/۸۵) و چمران کمترین وزن ریشه (۰/۳۰) را داشت (جدول ۶). رقم‌های سرداری (۰/۱۳) و روشن (۰/۰۴) دارای بیشترین قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی بودند. معنی‌دار بودن اجزای افزایشی و غالبیت در روش همین (جدول ۴) نشان‌دهنده حضور هر دو اثر افزایشی و غالبیت ژن‌ها در کنترل این صفت بود. نسبت بیکر برای وزن ریشه ۰/۵۰ بود (جدول ۲) که نشان‌دهنده سهم مساوی اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفت است. وراثت‌پذیری نسبتاً بالای این صفت (۰/۵۰) نشان‌دهنده پیشرفت مناسب در گزینش درون جمعیت‌های در حال تفرق برای این صفت است. این نتایج با یافته‌های احمدی و همکاران (Ahmadi et al., 2004) منطبق است. با توجه به منحنی  $W_r/V_r$  (شکل ۱b) رقم روشن که دارای بیشترین وزن ریشه بود (جدول ۶) حداکثر فاصله را از مبدا مختصات داشت، بنابراین آلل‌های غالب برای این صفت نیز کاهنده هستند. رقم روشن با داشتن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی بالا و بیشترین مکان ژنی افزاینده وزن ریشه والد مناسبی در تلاقی برای

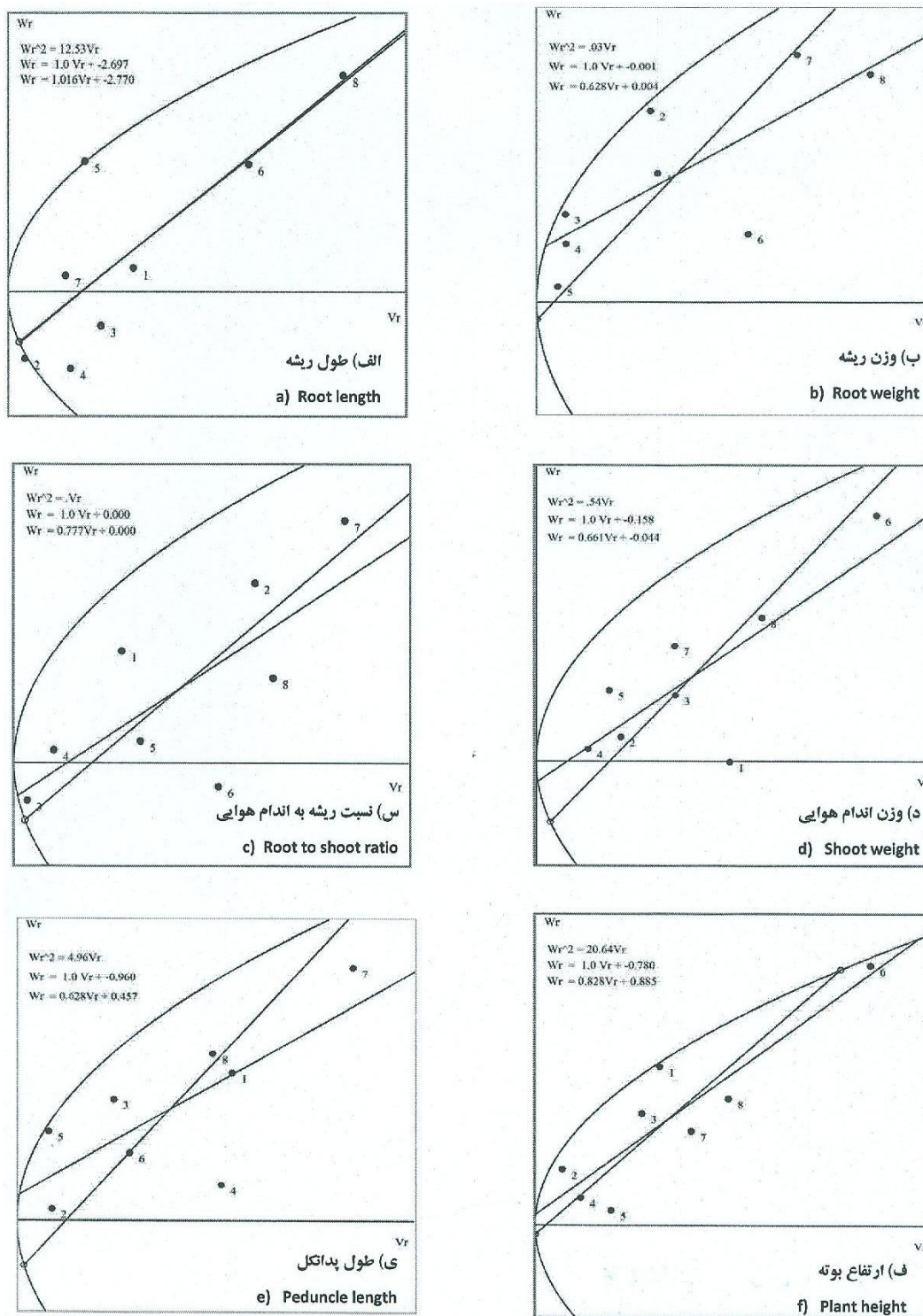
ریشه (۴۳/۶۳) را داشتند (جدول ۶). اختلاف زیاد وراثت‌پذیری عمومی و خصوصی (به ترتیب ۰/۶۴ و ۰/۱۴) نشان‌دهنده نقش بالای واریانس غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت بود. پایین بودن نسبت بیکر (۰/۲۳) نیز این موضوع را تأیید کرد. با توجه به پایین بودن واریانس افزایشی، گزینش در طی نسل‌های تفکیک با مشکلاتی همراه خواهد بود. از این رو در اصلاح این صفت روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک‌بذر و دابل‌هاپلوئیدی پیشنهاد می‌شود که پس از رسیدن به خلوص ارزیابی و مقایسه طول ریشه نتایج با هم انجام شود. از نظر طول ریشه رقم مرودشت بیشترین و رقم اینیا کمترین GCA را به خود اختصاص دادند. در منحنی  $W_r/V_r$  والد‌های دارای بیشترین ژن‌های غالب به مبدا مختصات نزدیک‌ترند (Mather and Jinks, 1982). با توجه به شکل ۱a رقم‌های سرداری و نیک‌نژاد که دارای بیشترین طول ریشه بودند (جدول ۶) حداکثر فاصله را از مبدا مختصات داشتند. بنابراین آلل‌های غالب باعث کاهش طول ریشه می‌شوند. در برنامه به‌نژادی برای افزایش طول ریشه بایستی فراوانی آلل‌های مغلوب افزایش یابد. با توجه به شکل ۱a برای افزایش طول ریشه تلاقی سرداری و نیک‌نژاد برای افزایش طول ریشه در نتایج توصیه می‌شود. البته بایستی سایر صفات زراعی نیز در نظر گرفته شود و این دو والد از نظر ژن‌های طول ریشه متفاوت باشند تا نتایج برتر از هر دو والد تولید شود. چون در

جدول ۶- مقایسه میانگین والدین تلاقی‌ها به روش دانکن در سطح احتمال ۵٪  
 Table 6. Mean comparison of crosses parents using Duncan method at 5% probability level

Parent	والد	طول ریشه Root length (cm)	وزن ریشه Root weight (g)	تعداد ریشه Root number	وزن اندام هوایی Shoot weight (g)	نسبت ریشه به اندام هوایی Root to shoot	ارتفاع بوته Plant height (cm)	طول پدانکل Peduncle height (cm)
Chamran	چمران	43.62c	0.30b	13.00bcd	5.16ab	0.06d	54.00bc	15.12bc
Ghods	قدس	49.25bc	0.43b	15.30ab	3.58c	0.12b	45.25bc	18.62a
Inia	اینیا	46.37c	0.32b	13.20bcd	3.70c	0.09bcd	43.50c	14.38c
Kavir	کویر	48.87bc	0.42b	11.80cd	4.38bc	0.10bc	45.12bc	14.95bc
Marvdasht	مرودشت	52.25ab	0.39b	11.40d	5.02ab	0.08cd	46.15bc	14.78bc
Niknejad	نیک نژاد	52.72ab	0.36b	14.60ab	4.02bc	0.09bc	36.50d	13.12c
Roushan	روشن	48.12bc	0.85a	14.10bc	5.10ab	0.17a	54.27a	20.48a
Sardari	سرداری	56.16a	0.47b	16.60a	5.51a	0.08cd	45.87b	18.00ab

میانگین‌ها با حروف مشابه در هر ستون فاقد اختلاف معنی‌دار هستند.

Means in each column with similar letters are not significantly different.



شکل ۱- خط رگرسیون  $Wr$  روی  $Vr$  و پراکنش والدین در اطراف آن برای الف) طول ریشه، ب) وزن ریشه، س) نسبت ریشه به اندام هوایی، د) وزن اندام هوایی، ی) طول پدانکل و ف) ارتفاع بوته. شماره‌های ۱ تا ۸ به ترتیب چمران، قدس، اینیا، کویر، مروداشت، نیک‌نژاد، روشن و سرداری را نشان می‌دهند.

Fig. 1.  $Wr$  on  $Vr$  regression line and scatter of parents for a) root length b) root weight c) root to shoot ratio d) shoot weight e) peduncle and f) plant height. Numbers 1 to 8 denote parents including Chamran, Ghods, Inia, Kavir, Marvdasht, Niknejad, Roushan and Sardari.

ژنتیکی هیمن (جدول ۴) نشان دهنده نقش معنی دار اثر افزایشی و غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت بود. شارما و لافیر (Sharma and Lafever, 1991) نیز به نقش اثر افزایشی و غیرافزایشی در کنترل این صفت اشاره کرده‌اند. پایین بودن نسبت بیکر (جدول ۲) نشان دهنده اهمیت بیشتر اثر غیرافزایشی بود. تفاوت نسبتاً زیاد وراثت پذیری عمومی (۰/۸۵) و خصوصی (۰/۲۷) نیز تایید کننده نقش بیشتر تنوع غیرافزایشی بود. با در نظر گرفتن این نتایج، روش‌هایی که در طی نسل‌های تفرق، گزینش انجام می‌شود (نظیر روش شجره‌ای) برای به‌نژادی این صفت مناسب نیست و روش‌هایی نظیر بالک تک بذر و یا دابل‌هاپلوئیدی پیشنهاد می‌شود. با توجه به منحنی  $Wt/Vt$  (شکل ۱c) رقم روشن که دارای بیشترین نسبت ریشه به اندام هوایی بود (جدول ۶) حداکثر فاصله را از مبدا مختصات داشت، بنابراین آلل‌های مغلوب برای این صفت افزاینده بودند.

دسترسی به نژاد گران به ژن‌های پاکوتاهی  $Rht$  نقش برجسته‌ای در به‌نژادی گندم داشته است. ژن پاکوتاهی رقم نورین ۱۰ که به طور گسترده‌ای در برنامه‌های به‌نژادی استفاده شده است باعث کاهش اندازه کلئوپتیل و ارتفاع گیاه شده است. بر خلاف شرایط معمول، این خصوصیات مناسب شرایط تنش خشکی نیستند (Ellis et al., 2004). در این پژوهش، بلندترین ارتفاع بوته (۵۴/۲۷) و طول پدانکل (۲۰/۴۸)

به‌نژادی این صفت است. همین‌طور با توجه به شکل ۱b رقم‌های کویر و مرودشت با دارا بودن بیشترین مکان‌های ژنی کاهنده این صفت (ژن‌های غالب) نامناسب‌ترین والد‌ها برای این منظور هستند.

گیاهان با بنیه قوی‌تر بیشتر بر روی خاک سایه‌اندازی می‌کنند، از دست رفتن آب را کاهش می‌دهند و با علف‌های هرز بهتر رقابت می‌کنند (Spielmeyer et al., 2007). از این رو، در شرایط تنش خشکی وزن اندام هوایی صفت ارزشمندی است. در این پژوهش رقم سرداری (۵/۵۱) بیشترین و رقم قدس (۳/۵۸) کمترین وزن اندام هوایی را تولید کردند (جدول ۶). رقم روشن (۰/۶۶) بالاترین و رقم قدس (۰/۴۳-) پایین‌ترین قابلیت ترکیب پذیری عمومی را داشتند. اگر چه هم اثر افزایشی و هم غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت نقش داشتند (جدول ۴) ولی نسبت بیکر (جدول ۲) نشان داد که نقش غالبیت پررنگ‌تر است. اختلاف زیاد وراثت پذیری عمومی و خصوصی (به ترتیب ۰/۸۲ و ۰/۳۸) نیز نشان دهنده نقش بیشتر واریانس غالبیت در کنترل ژنتیکی این صفت بود. در حالی که دریکوند و همکاران (Derikvand et al., 2004) اعلام کردند اثر افزایشی در کنترل ژنتیکی این صفت دخالت ندارد.

بیشترین نسبت ریشه به اندام هوایی متعلق به رقم روشن (۰/۱۷) و کمترین آن متعلق به رقم چمران (۰/۰۶) بود (جدول ۶). تجزیه واریانس

تلاقی توصیه می‌شود. این رقم با داشتن سیستم ریشه‌ای بسیار خوب و همچنین دارا بودن قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی بالا می‌تواند این خصوصیات مثبت را به نتاج منتقل کند. رقم روشن متحمل به خشکی است (Abdolshahi et al., 2013)، یکی از دلایل تحمل این رقم، سیستم ریشه‌ای خوب است. پس از روشن رقم سرداری مناسب‌ترین رقم در این پژوهش بود. بنابراین، تلاقی روشن و سرداری برای اصلاح سیستم ریشه پیشنهاد می‌شود. معنی دار شدن جزء غالبیت و  $b_1$  برای تمام صفات نشان دهنده این است که غالبیت در یک جهت عمل می‌کند. یعنی در مورد یک صفت برخی از مکان‌های ژنی افزایشدهنده و برخی دیگر کاهشدهنده هستند. این امر بر پیچیدگی‌های ژنتیک این صفات می‌افزاید و برنامه به‌نژادی را مشکل‌تر می‌کند. با توجه به نقش پررنگ اثر غیرافزایشی در کنترل صفات مربوط به سیستم ریشه، برای بهبود این صفات در پروژه‌های به‌نژادی روش‌هایی نظیر بالک، بالک تک بذر و دابل‌هاپلوئیدی توصیه می‌شود. در کنترل ژنتیکی وزن ریشه اثر افزایشی نقش قابل ملاحظه‌ای دارد. بنابراین، در صورتی که برای بهبود سیستم ریشه از روش شجره‌ای و یا تلاقی برگشتی استفاده شود بایستی به وزن ریشه توجه ویژه‌ای داشت.

#### سپاسگزاری

نگارندگان از قطب علمی تنش‌های محیطی

مربوط به رقم روشن و کوتاه‌ترین آن‌ها متعلق به رقم نیک‌نژاد (به ترتیب  $36/50$  و  $13/12$ ) بود (جدول ۶). هر دو اثر افزایشی و غالبیت به طور معنی‌داری در کنترل این صفات نقش داشتند. این نتایج منطبق بر یافته‌های رامشینی و همکاران (Ramshini et al., 2012) است. از طرف دیگر، دریکوند و همکاران (Derikvand et al., 2004) اثر غیرافزایشی را در کنترل این صفت موثر نمی‌دانند. با توجه به منحنی  $W_r/V_r$  (شکل ۱f) رقم‌های دارای ارتفاع بوته بیشتر به مبداء مختصات نزدیک‌تر بودند، بنابراین برخلاف سیستم ریشه که آلل‌های غالب کاهشدهنده بودند در خصوصیات مربوط به ارتفاع بوته به طور متوسط آلل‌های غالب افزایشدهنده هستند و باعث افزایش ارتفاع بوته می‌شوند. همان‌طور که در جدول ۴ مشخص است  $b_1$  معنی‌دار بود، از این رو برای این صفت برخی از مکان‌های ژنی افزایشدهنده و برخی دیگر کاهشدهنده هستند. این امر باعث شده تا رقم روشن که بیشترین ارتفاع را داشت از مبداء مختصات فاصله داشته باشد. برای ارتفاع بوته و طول پدانکل رقم روشن بالاترین قابلیت ترکیب‌پذیری عمومی را داشت. این رقم با داشتن ارتفاع و طول پدانکل مناسب به عنوان والد مطلوب در برنامه‌های به‌نژادی توصیه می‌شود.

برای اصلاح سیستم ریشه گندم با استفاده از روش‌های مبتنی بر تلاقی (نظیر شجره‌ای، بالک و غیره)، رقم روشن به عنوان یکی از والدین



در غلات به خاطر حمایت مالی این پروژه سپاسگزاری می کنند.

## References

- Abdolshahi, R., Safarian, A., Nazari, M., Pourseyedi, S., and Mohamadi-Nejad, G. 2013.** Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archive of Agronomy and Soil Science* 59(5): 685-704.
- Ahmadi, J., Zali, A. A., Yazdi-Samadi, B., Taleei, A. R., and Ghanadha, M. R. 2004.** Genetic study of wheat (*Triticum aestivum* L.) root characteristics under drought stress condition. *Iranian Journal of Crop Sciences* 6(4): 426-437 (in Persian).
- Anonymous 2004.** Base SAS 9.1 Procedures Guide. Cary (NC): SAS Institute Inc.
- Anonymous 2010.** Minitab 16 Statistical Software. State College (PA): Minitab Inc, USA.
- Baker, R. J. 1978.** Issues in diallel analysis. *Crop Science* 18: 533 – 537.
- Dere, S., and Yildirim, M. B. 2006.** Inheritance of plant height, tiller number per plant, spike height and 1000-kernel weight in a 8 × 8 diallel cross population of bread wheat. *Cereal Research Communications* 34: 965-972.
- Derikvand, R., Farshadfar, E., and Nazarian, F. 2004.** Genetic study of some morpho-physiological traits in bread wheat lines under dryland conditions using diallel cross. *Seed and Plant* 20(4): 429-444 (in Persian).
- Dhanda, S. S., Sethi, G. S., and Behl, R. K. 2004.** Indices of drought tolerance in wheat genotypes at early stage of plant growth. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190: 6-12.
- Ellis, M. H., Rebetzke, G. J., Chandler, P., Bonnet, D., and Spielmeyer, W. 2004.** The effect of different height reducing gens on the early growth of wheat. *Functional Plant Biology* 31: 583-589.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. F. C. 1996.** *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Longman, London, UK.
- Griffing, B. 1956.** Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences* 9: 463-493.

- Hayman, B. I. 1960.** The theory and analysis of diallel crosses. III. Genetics 45 (2): 155-172.
- Jinks, J. L. 1954.** The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics 39: 767-788.
- Jinks, J. L., and Hayman, B. I. 1953.** The analysis of diallel cross. Maize Genetics 43: 223-234.
- Lilley, J. M., and Kirkegaard, J. A. 2011.** Benefits of increased soil exploration by wheat roots. Field Crops Research 122: 118–130.
- Mather, K., and Jinks, J. L. 1982.** Biometrical Genetics. Chapman & Hall, London, UK.
- Mohammadi, M., Karimzade, R., and Abdipour, M. 2011.** Evaluation of drought tolerance in bread wheat genotypes under dryland an supplemental irrigation conditions. Australian Journal of Crop Science 5(4): 487-493.
- Mostafavi, K., and Zabet M. 2013.** Genetic study of yield and some agronomic traits in bread wheat using biplot of diallel data. Seed and Plant Improvement Journal 29-1 (3): 503-518 (in Persian).
- Nazeer, W., Hussain, T., Khan, M. A., Naeem, M., Amjid, M. W., and Hussain, K. 2013.** Mechanism of inheritance for Quantitative traits in intera-specific crosses of *Triticum aestivum* L. World Applied Sciences Journal 22 (10): 1440-1448.
- Olivares-Villegas, J. J., Reynolds, M. P., and McDonald, G. K. 2007.** Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population. Functional Plant Biology 34: 189–203.
- Ouk, M., Basnayake, J., Tsubo, M., Fukai, S., Fischer, K. S., Cooper, M., and Nesbitt, H. 2006.** Use of drought response index for identification of drought tolerant genotypes in rainfed lowland rice. Field Crops Research 99: 48-58.
- Ramshini, H., Fazel-Najafabadi M., and Bihamte, M. R. 2012.** Inheritance of some traits in bread wheat using diallel method at normal and drought stress conditions. Cereal Research 2(1): 1-15 (in Persian).
- Richards, R. A., and Lukacs, Z. 2002.** Seedling vigour in wheat-sources of variation for genetic and agronomic improvement. Australian Journal of Agriculture Research 53: 41-50.

- Sharma, R. C., and Lafever, H. N. 1991.** Variation for root traits and their genetic control in spring wheat. *Euphytica* 59(1): 1-8.
- Spielmeier, W., Hyles, J., Joaquim, P., Azanza, F., Bonnet, D., Ellis, M.E., Moore, C., and Richards, R. A. 2007.** A QTL on chromosome 6A in bread wheat is associated with longer clostiles, greater seedling vigor and final plant height. *Theoretical and Applied Genetics* 115: 59-66.
- Tardieu, F. 2012.** Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *Journal of Experimental Botany* 63(1): 25-31.
- Wasson, A. P., Richards, R. A., Chatrath, R., Misra, S. C., Prasad, S. V. Rebetzke, G. J., Kirkegaard, J. A., Christopher, J., and Wat. M. 2012.** Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany* 63(9): 3485-3498.
- Watt, M., Magee, L. J., and McCully, M. E., 2008.** Types, structure and potential for axial water flow in the deepest roots of field-grown cereals. *New Phytologist* 178: 135-146.
- Yasuo, U. 1998.** Diall 98 Software for Diallel Analysis. Laboratory of Biometrics, Graduate School of Agriculture Life Science, University of Tokyo, Japan.
- Zhang, X., Chen, S., Sun, H., Wang, Y., and Shao, L. 2010.** Water use efficiency and associated traits in winter wheat cultivars in the north China plain. *Agriculture Water Management* 97: 1117-1125.